Remarques sur l'évolution numérique des papilles génitales et de l'organe de Claparède chez les Hydracariens.

Par F. Grandjean.

La multiplication des organes, c'est-à-dire le remplacement d'un organe par plusicurs organes du même type, est une des manifestations générales de l'évolution progressive [1]. Quoique fréquente et souvent forte clle peut aussi être rarc ou nulle. Tout dépend de l'organe et du phylum. Unc sorte d'organe étant donnée, il faut chercher, pour trouver des exemples de sa multiplication, un phylum favorable. Si les organes sont des poils c'est ordinairement très facile. Si ce sont des papilles génitales, organes particuliers aux Acariens actinochitineux, le choix est beaucoup plus limité. Les seuls cas connus de leur multiplication appartiennent à des Hydra cariens et à des Halacariens.

Les Hydracarologues ont constaté depuis longtcmps la multiplication des papilles ct ils l'ont bien étudiée, mais principalement, scmble-t-il, au point de vue descriptif et taxinomique. Mon but est ici de la placer davantage dans le cadre de l'évolution et de rappcler qu'elle est en rapport avec la multiplication de l'organe de Claparède. Mon exposé ne prétend pas être complet. Il est inspiré, en ce qui concerne les idées générales, par la notion d'ortho- et d'anorthotaxie, et, en ce qui concerne les faits, par la lecture de plusieurs publications sur les Hydracariens. Celle qui m'a le plus servi est le gros ouvrage de Viets (6). Ces publications m'ont renseigné assez bien sur les papilles génitales des adultes, assez médiocrement sur celles des nymphes, et d'une manière très insuffisante sur l'organe de Claparède. J'ignore dans quelle mesure d'autres publications, parmi celles que je n'ai pu lire, auraient comblé ces lacunes.

L'organe de Claparède, d'une part, les papilles génitales, de l'autre, sont des organes homéotypes qui ne coexistent jamais sur un individu. Ils se succèdent sans interruption dans l'ontogenèse, le premier sur les prélarves et les larves, les seconds sur les nymphes

1. Progressive quant aux nombres. Bien entendu la progression numérique peut entraîner, et entraîne même presque toujours, si elle est très considérable, la régression des structures. Dans ce travail, je parle seulement des nombres et de l'organotaxie. Je ne fais allusion à la structure qu'incidemment.

et les adultes. Ils ont entre eux une évidente analogie et ils évoluent dans le même sens. J'ai parlé de ce sujet dans divers travaux et notamment dans un travail récent sur l'organe de Claparède (**3**, p. 70 à 73). Si les papilles génitales sont supprimées l'organe de Claparède l'est aussi. A cette corrélation numérique régressive une corrélation numérique progressive correspond-elle, et à quoi la reconnaîtra-t-on ?

A ce que les papilles génitales d'un adulte seront très nombreuses toutes les fois que la larve, dans la même espèce, aura plus d'une paire d'organes de Claparède. C'est la seule règle. Elle affirme la corrélation et utilise en même temps la loi générale de progressivité ontogénétique dans la multiplication des organes [1]. La règle est à sens unique. Rien n'empêche une larve, quand même son adulte serait très riche en papilles, de n'avoir qu'un organe de Claparède, de chaque côté.

Terminologie. — Les Hydracarologues emploient, pour désigner les stases et certains organes, une terminologie particulière. Je ne vois aucune raison de m'y conformer (**1**, p. 148). Il suffit de dire que les Hydracariens, comme les Trombidions et les Erythroïdes, ont 3 calyptostases, la prélarvaire, la protonymphale et la tritonymphale, et qu'ils ont 3 stases actives, la larvaire, la deutonymphale et l'adulte. Le mot nymphe, employé seul, signifiera nymphe active, c'est-à-dire deutonymphe.

J'appelle *organe de Claparède* ce que les auteurs de langue allemande appellent ou ont appelé « Urstigma », « Urtrachee », « Urpore », « Pore », « Drüsenpore », « Drüsenmündung », « Bruststiel ». Avant 1940 j'ai employé, pour désigner cet organe, divers noms, comme « appendice », « glande », « papille », verrue » ou « organe larvaire », et aussi « verrue coxale ».

J'appelle *papilles génitales* ou verrues génitales (autrefois « ventouses » ou « organes tactiles génitaux ») ce que les auteurs de langue allemande appellent « Genitalnäpfe », « Genitaldrüsen », « Genitaltaster », etc. .

Caractères normaux, ou primitifs. — Chez tous les *Actinochitinosi* il est normal qu'un adulte, ou une tritonymphe, de chaque côté, ait 3 papilles génitales, qu'une deutonymphe en ait 2 et qu'une

1. Le plus souvent cette progressivité est rapide. Progressivité ontogénétique signifie qu'à chaque stase active, à partir de celle à laquelle le phénomène multiplicateur a commencé, le nombre des organes est plus grand qu'à la stase précédente. Dans des cas exceptionnels ce nombre est constant et la multiplication a produit d'un seul coup tout son effet (multiplication *stationnaire*). Dans d'autres il n'augmente pas à chacune des stases, bien qu'il augmente au total (multiplication *partiellement stationnaire)*. Je n'ai jamais constaté qu'il diminue. Plus exactement, je n'ai jamais constaté la disparition ultérieure, au cours d'une ontogénie, d'un des organes secondaires apportés par la multiplication.

protonymphe en ait une. Une larve ou une prélarve ont normalement, de chaque côté, un organe de Claparède. Ces caractères peuvent aussi être appelés primitifs parce qu'on n'en connaît pas de plus primitifs. La distribution des organes, bien entendu, est orthotaxique.

Si l'on en juge par les stases actives [1], le comportement normal est très commun chez les Hydracariens. On le rencontre, par exemple, dans les genres *Frontipoda*, *Hygrobates*, *Lebertia*, *Limnesia*, *Mideopsis*, *Sperchon*, *Thyas*.

Réduction numérique des papilles génitales. — Lorsque l'évolution des papilles est numériquement régressive, le cas habituel pour un *Prostigmata*, groupe d'*Actinochitinosi* auquel appartiennent les Hydracariens, est la suppression de la papille la plus faible, celle qui normalement se forme à la stase tritonymphale. Avant cette stase rien n'est changé. Ensuite il y a seulement, de chaque côté, 2 papilles génitales.

Ce cas existe aussi chez les Hydracariens, du moins en ce qui concerne les adultes, mais il est rare *(Oxus oblongus*, *Pilolebertia quadripora*, *Tetramegapus quadruporus)*. Je n'ai pas trouvé de renseignements sur les nymphes.

Augmentation numérique des papilles génitales. — L'augmentation numérique, ou multiplication, est au contraire extrêmement répandue, à tous les degrés, et elle affecte la plupart des familles. Appelons n le nombre des papilles, de chaque côté. Ce nombre est alors plus grand que 3 chez un adulte, ou plus grand que 2 chez une nymphe. Il peut y avoir pléthotaxie, cosmiotaxie ou orthotaxie (**4**, p. 10 et 11).

Voici quelques-uns des genres pléthotaxiques : *Arrenurus*, *Diplodontus*, *Eylais*, *Feltria*, *Hydrachna*, *Limnochares*, *Neumania*, *Pier-*

1. Qu'il s'agisse du comportement normal ou des comportements dont je parle ensuite (la réduction et la multiplication) je suis obligé en général, faute de renseignements assez complets, de faire abstraction des calyptostases. Voici néanmoins ce que l'on peut dire à leur sujet. D'abord il est extrêmement curieux que ces stases, malgré leur inhibition énorme, aient gardé les papilles (« teleiophan organ » de la tritonymphe, « nymphophan organ » de la protonymphe) et l'organe de Claparède (« urpore » de la prélarve). Ont-elles gardé toujours ces organes, numériquement, comme l'auraient fait, si l'inhibition n'avait pas eu lieu, les stases actives correspondantes ? Il ne m'a pas été possible de le savoir car les auteurs ne décrivent les calyptostases que rarement et sans beaucoup de précision. Nous voyons cependant, par divers exemples, que le phénomène multiplicateur, quand il est assez puissant pour avoir touché les stases immatures actives, dans une espèce, a touché aussi les calyptostases. Les papilles et l'organe de Claparède, dans tous les comportements, sont des organes très « forts » devant l'inhibition calyptostatique. Ils sont au même rang à ce point de vue et ce rang est l'un des premiers. Remarquons ce nouveau rapprochement, par la résistance à l'inhibition, entre les papilles et l'organe de Claparède. Il ne s'applique pas aux seuls Hydracariens. On l'observe aussi, au même degré, chez les autres *Actinochitinosi*.

sigia, *Piona*. Les verrues génitales, très nombreuses, sont distribuées sans ordre dans une aire le plus souvent définie [1], quelquefois indéterminée. Le nombre *n* varie d'un individu à l'autre et il n'est pas toujours le même à droite et à gauche. A mesure qu'il devient plus grand la taille des papilles diminue. La pulvérisation est poussée très loin, si loin même, dans certains cas, qu'elle échappe à l'observation courante.

Quand l'adulte est pléthotaxique la nymphe peut l'être aussi, ou être orthotaxique. Dans le premier cas son nombre *n*, quoique plus petit que celui de l'adulte, est grand, beaucoup plus grand que 2 (*Arrenurus*, *Hydrachna*, *Limnochares*, etc...). Dans le deuxième son nombre *n* est à peine plus grand que 2, comme chez *Partnunia steinmanni* ($n = 3$, $n = 4$) et *Protzia invalvaris* ($n = 3$), ou même seulement égal à 2 (*Diplodontus*, une partie de *Neumania*). Si *n* est égal à 2 cela signifie, naturellement, que le phénomène multiplicateur ne s'est pas encore fait sentir au niveau deutonymphal.

La cosmiotaxie est beaucoup moins commune que la pléthotaxie. Sur les figures de l'ouvrage de Viets je n'en ai même vu que 2 cas, tous deux du type linéaire. Des papilles génitales au nombre d'une douzaine, de chaque côté, sont alignées assez bien chez certaines espèces d'*Aturus*, mal ou très mal chez d'autres. Dans le genre *Atractides* il y a 6 papilles de chaque côté, en file régulière. Pour ces deux genres le nombre *n* de la nymphe est normal ($n = 2$), au moins chez certaines espèces (*Aturus scaber*, *Atractides anomalus*).

La distribution spatiale des organes, en cosmiotaxie, dépend surtout des conditions aux limites. La boîte rectangulaire du schéma que j'ai donné récemment, à propos des rapports évolutifs entre l'ortho-, la plétho- et la cosmiotaxie (**4**, p. 12, fig. C), oblige les billes (les organes) à former des rangées parallèles à ses bords. Les rangées sont par conséquent rectilignes. Si les bords sont tout à fait quelconques aucune cosmiotaxie apparente ne correspond, en général, à la densité maxima. Or les surfaces dans lesquelles se multiplient les papilles, chez les Hydracariens, ont des contours qui ne sont pas géométriquement simples.

L'orthotaxie avec *n* plus grand que 3 est réalisée chez les adultes dans des cas nombreux et variés qu'il est facile de grouper, comme l'ont fait les Hydracarologues, en séries d'espèces, ou de sous-genres, ou de genres apparentés, *n* partant de 3 dans ces séries et augmentant d'une unité, de deux unités, etc... Quand *n* devient grand la pléthotaxie se substitue à l'orthotaxie. Exemples :

Limnesia ($n = 3$), *Tetralimnesia* ($n = 4$), *Limnesiopsis* (*n* grand).

1. L'emplacement normal (sous les volets génitaux, dans la cavité prégénitale) est toujours abandonné lorsque la multiplication est considérable. Les papilles génitales sont alors implantées dans la peau ventrale, quelquefois même sur tout le corps (*Eylais*).

Megapus ($n = 3$)[1], *Octomegapus* ($n = 4$), *Polymegapus* (n = grand).

Hygrobates ($n = 3$), *Tetrabates* ($n = 4$), *Dekabates* ($n = 5$), *Dodecabates* ($n = 6$), *Rivobates* (n = grand).

Hydryphantes ($n = 3$), *Octohydryphantes* ($n = 4$), *Polyhydryphantes* ($n = 5$ chez *P. thoni*, $n = 6$ chez *P. dröscheri*, $n = 7$ chez *P. flexuosus*).

Quelquefois n part d'une valeur plus grande que 3 :

Pentatax ($n = 5$), *Hexatax* ($n = 6$), *Unionicola* (n grand).

Ces petites orthogenèses très évidentes ont le mérite de nous montrer d'abord des orthotaxies secondaires qui diffèrent peu de l'orthotaxie primitive, puis des étapes entre l'orthotaxie et l'anorthotaxie, c'est-à-dire des anorthotaxies commençantes. On peut se poser à leur propos, et la résoudre quelquefois, une question importante qui est de savoir quelle est celle des papilles normales qui se multiplie la première. Dans la série *Hydryphantes* il est clair que c'est la plus postérieure (**6**, p. 134 à 137, fig. 125 et 128 à 131). Quand cette papille est doublée, triplée ou quadruplée elle est remplacée par une file linéaire de papilles. Quand elle est quintuplée (*P. flexuosus*) la file se rompt. Si la multiplication s'accentuait les autres papilles seraient multipliées à leur tour. Chez *Panisellus* on voit bien aussi que les papilles postérieures se sont multipliées davantage que l'antérieure.

Dans le développement normal des papilles, lorsqu'il n'y a pas multiplication, les 3 paires ont-elles apparu l'une derrière l'autre, de telle sorte que l'antérieure soit toujours la plus forte (la plus précoce) et la postérieure la plus faible (la plus tardive) ? Je le crois, sans en être sûr, d'après les observations que j'ai faites jusqu'ici chez des Oribates. S'il en était ainsi nous pourrions dire, au moins dans certains cas, que le phénomène multiplicateur, agissant sur le groupe des papilles, a frappé d'abord les plus faibles. J'ai signalé pour d'autres organes, chez d'autres Acariens, des cas semblables. Il serait intéressant de savoir si ces cas révèlent ou non un comportement habituel, une règle, de la multiplication des organes.

Multiplication de l'organe de Claparède. — L'organe de Claparède évolue numériquement dans le même sens que les papilles génitales, mais beaucoup moins vite. Sa multiplication, pour une espèce quelconque, n'est donc pas une conséquence nécessaire de celle des papilles. Néanmoins, puisque les Hydracariens sont le seul groupe d'animaux chez qui le nombre des papilles puisse être énorme, nous devons logiquement supposer qu'il est, de beaucoup,

1. *Tetramegapus* ($n = 2$), déjà cité, allonge la série dans l'autre sens.

celui qui a le plus de chances d'avoir vu se réaliser quelquefois, à la stase larvaire ou prélarvaire, la multiplication de l'organe de Claparède.

En effet, des Hydracarologues ont signalé qu'il peut y avoir plusieurs paires d' « urporen » au « schadonoderme » (**5**, p. 202). Pour *Limnochares* il est certain que la larve, de chaque côté, a 2 organes de Claparède contigus. J'ai constaté moi-même, sur une larve d'Hydracarien non déterminée, le doublement de cet organe (**2**, p. 399 et 400, fig. 3 B, 3 C).

Les observations sont nettes. Elles démontrent la corrélation numérique. On peut leur reprocher d'être peu nombreuses. Serait-ce parce que la multiplication de l'organe de Claparède est très rare ? Peut-être. J'incline cependant à croire qu'on en trouverait facilement d'autres exemples si on les cherchait. Il va de soi que les genres les plus indiqués, pour cette recherche, sont ceux dont les papilles génitales, non seulement sont mutlipliées d'une manière considérable chez les adultes, mais le sont déjà fortement chez les nymphes. Un tel travail n'a sans doute pas été fait parce qu'il manquait d'idée directrice [1]. S'assurer de la corrélation aurait été un stimulant.

Le cas d'*Hydrovolzia*. — D'après des auteurs comme Walter et Viets aucune papille génitale n'existerait dans le genre *Hydrovolzia*. S'agit-il de régression numérique ? Cela n'aurait rien d'extraordinaire, à condition que la larve et la prélarve, dans le même genre, fussent dépourvues d'organe de Claparède.

Walter cependant (**7**, p. 4), chez une espèce d'*Hydrovolzia*, signale que le « schadonoderme » (la prélarve) a une rangée d' « urporen » au nombre de 14, et que la larve a le même nombre de « drüsenporen ». Les « urporen » et les « drüsenporen » sont des organes de Claparède à des stases différentes. Dans un autre travail (**8**, p. 182) le même auteur nous dit que l'un des caractères les plus importants de la larve, dans le genre *Hydrovolzia*, est l'absence du grand « pore » qui existe habituellement, de chaque côté, entre les épimères antérieures (ce grand « pore » est l'organe de Claparède à l'état normal, primitif) et son remplacement par une rangée de « napfartiger Gebilde » au bord antérieur des épimères II. Il ajoute que le schadonoderme a aussi ces « napfartiger Gebilde » en même nombre.

Viets (**6**, p. 492), pour *Hydrovolzia*, parle aussi de larves ayant une rangée de « Drüsenporen » à la place de l'organe unique habituel.

Ces observations ne s'accordent pas du tout avec l'absence des papilles génitales, car le genre *Hydrovolzia*, d'après elles, nous

1. Je n'ai pas vu mentionner la corrélation dans les publications que j'ai lues, mais je répète ici que je ne prétends pas avoir pris connaissance de tous les travaux des Hydracarologues.

montrerait un record de la multiplication, tandis que, d'après l'absence de papilles, il serait le cas extrême, chez les Hydracariens, de la réduction.

Je ne vois qu'un moyen d'expliquer la contradiction, qui est de dire que la multiplication des papilles génitales, chez l'adulte d'*Hydrovolzia*, a été si intense qu'elle a réduit les papilles à des vestiges minuscules qui n'ont pas été observés, qui sont peut-être inobservables, ou même nuls. La disparition totale est admissible. Ce serait la phase finale de la multiplication pulvérisante. Qualifions de *destructrice* la multiplication, quand cette phase est atteinte.

Le plus probable est que les vestiges ne sont pas tout à fait nuls, de sorte que des observations nouvelles s'imposent. Si ces observations ne donnaient rien à la stase adulte il faudrait s'attaquer aux nymphes, en descendant jusqu'à la protonymphe, ou nymphoderme, c'est-à-dire examiner le « teleiophan organ », les papilles de la nymphe active, et le « nymphophan organ ». A mesure que l'on descend, la multiplication ne peut que s'atténuer et les papilles, pulvérisées moins finement, voient augmenter leurs chances de devenir reconnaissables.

Si les papilles ne le devenaient pas, du moins le type d'organes qu'elles représentent le devient-il sûrement, sous la forme d'organes de Claparède, car je ne vois aucun motif de mettre en doute les observations, relatées plus haut, sur la larve et la prélarve d'*Hydrovolzia*.

Pour d'autres organes, dans d'autres phylums, on peut concevoir des difficultés. La multiplication destructrice, si elle est absolue, c'est-à-dire si elle a fait disparaître l'organe à toutes les stases, reproduit les caractères du cas opposé, celui d'une suppression directe à partir de la condition primitive. Si elle n'est que tardive, c'est-à-dire si elle a laissé subsister l'organe aux premières stases, il peut arriver, à condition qu'elle n'ait pas augmenté le nombre des organes à ces stases, qu'elle reproduise assez bien le cas d'une ontogenèse régressive du type ordinaire. Dans les deux hypothèses une sorte d'évolution serait déguisée en une autre. Cela ne doit pas arriver souvent. D'ailleurs nous ne serions pas désarmés. La comparaison à des cas apparentés nous permettrait vraisemblablement de découvrir la supercherie.

Résumé. — Dans l'état de nos connaissances les Hydracariens (avec les Halacariens) sont les seuls animaux qui aient réalisé la multiplication des papilles génitales. Corrélativement, c'est parmi eux que l'on trouve les seuls exemples de multiplication de l'organe de Claparède.

L'organe de Claparède et les papilles constituent un groupe d'organes que l'on peut traiter, au point de vue de son évolution numérique, comme s'il était homogène, c'est-à-dire formé d'une seule espèce d'organes. Ce groupe a un comportement tout à fait normal et la multiplication

n'y a rien de particulier, sinon de s'être produite à des degrés extrêmement divers, non seulement dans l'ensemble des Hydracariens, mais à l'intérieur de certaines familles, et même de certains genres. Des passages nombreux et incontestables, très intéressants au double point de vue de la priorité et de l'organotaxie, existent entre ces degrés.

Quand la multiplication est très faible, si elle n'ajoute qu'un organe, ou un petit nombre, 2 ou 3 par exemple, de chaque côté, elle est orthotaxique. Quand elle est plus forte on a des cas de pléthotaxie commençante. Ensuite on passe à la pléthotaxie franchement accusée. La cosmiotaxie est exceptionnelle. Dans les cas extrêmes les organes sont si multipliés à la stase adulte, et si minuscules, que leur origine est difficile à reconnaître. Ils sont dispersés dans toute la peau ou du moins dans une grande surface qui a débordé très largement le territoire génital.

Toutes les fois que le nombre final des organes est très grand la croissance phylogénétique de ce nombre, aux niveaux successifs de l'ontogenèse, est d'autant plus rapide que le niveau est plus élevé. Elle peut n'avoir pas encore commencé à une stase inférieure alors qu'elle est déjà considérable à la stase adulte de la même espèce. La larve d'un adulte qui a de très nombreuses papilles peut n'avoir qu'un seul organe de Claparède, de chaque côté. Elle peut aussi en avoir plusieurs. Si une larve a plusieurs organes de Claparède, de chaque côté, il est au contraire certain que son adulte a de très nombreuses papilles.

Hydrovolzia est à étudier plus complètement, à toutes les stases. C'est un cas extrême de multiplication plutôt qu'un cas extrême de réduction.

Laboratoire de Zoologie du Muséum.

TRAVAUX CITÉS.

1. GRANDJEAN (F.). — Sur l'ontogénie des Acariens (*Comptes rendus Ac. Sciences*, t. 206, p. 146 à 150, 1938).
2. *Id.* — Observations sur les Acariens (5e série) (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2e série, t. 11, p. 394 à 401, 1939).
3. *Id.* — Au sujet de l'organe de Claparède, des eupathidies multiples et des taenidies mandibulaires chez les Acariens actinochitineux (*Arch. Sciences phys. et nat. Genève*, 5e période, t. 28, p. 63 à 87, 1946).
4. *Id.* — Sur la distribution spatiale des organes d'un groupe homéotype (*Comptes rendus Ac. Sciences*, t. 227, p. 10 à 13, 1948).
5. LUNDBLAD (O.). — Die Hydracarinen Schwedens. I. (*Zool. Bidrag Uppsala*, t. 11, p. 185 à 536, 1927).
6. VIETS (K.). — Wassermilben oder Hydracarina, in DAHL, *Tierwelt Deutschlands*, 31. Teil, fasc. VII, 574 p., Iena, 1936).
7. WALTER (C.). — Die Bedeutung der Apodermata in der Epimorphose der Hydracarina (*Festschr. zur Feier des 60. Geburtstages von F. Zschokke*, no 24, Basel, 1921).
8. *Id.* — Die Hydracarinen der Alpengewässer (*Denkschr. Schweizer. Naturf. Ges.*, t. 58, p. 60 à 151, 1922).